

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2024.31037

干旱胁迫下冬小麦不同品种萌发特性差异的研究

乔志新¹ 张杰道² 王 雨¹ 郭启芳¹ 刘燕静¹ 陈 蕊¹ 胡文浩¹
孙爱清^{1,*}

¹ 山东农业大学农学院 / 小麦育种全国重点实验室, 山东泰安 271018; ² 山东农业大学生命科学学院, 山东泰安 271018

摘 要: 干旱是影响小麦生产的重要逆境, 可以造成萌发成苗质量下降。为了解当前小麦品种在干旱胁迫下的种子萌发特性, 采用沙培控水法研究了生产上应用广泛的 128 个小麦品种的干旱萌发特性; 筛选出干旱萌发特性差异显著的 6 个小麦品种(山农 28 号(SN28)、长 6878 (C6878)、烟农 19 (YN19)、山农 23 号(SN23)、鑫麦 296 (XM296)和新麦 38 (XM38))进行干旱胁迫下种子萌发过程中的生理生化分析。结果表明, 根据活力指数的耐旱系数进行聚类分析, 将 128 个小麦品种的干旱萌发特性分为好、较好、中等、较差、差 5 类。山农 28 号和长 6878 等 18 个干旱萌发特性好的小麦品种种子萌发快, 幼苗整齐健壮; 新麦 38、乐麦 185 等 26 个干旱萌发特性差的小麦品种种子萌发慢、萌发时间分散、发芽率低且幼苗整齐度差。进一步对不同干旱萌发特性的小麦品种进行生理生化指标测定表明, 干旱萌发特性好的山农 28 号和长 6878 干旱萌发前期大分子修复基因 *TDP1* 表达水平显著高于对照; 干旱萌发前期 POD 活性也显著高于对照; α -淀粉酶和半胱氨酸蛋白酶活性受干旱影响较小, 萌发后期的可溶性蛋白含量显著高于对照。而干旱萌发特性差的鑫麦 296 和新麦 38 在干旱胁迫下种胚 DNA 和蛋白质修复基因表达水平上升相对滞后; 在干旱胁迫下的半胱氨酸蛋白酶活性显著降低。上述结果表明, 干旱萌发特性好的小麦品种在干旱胁迫下萌发成苗过程中种胚大分子修复能力和种子抗氧化能力强, 贮藏物质动员早, 最终种子萌发速度快, 出苗质量高。

关键词: 小麦; 干旱胁迫; 种子萌发特性; 贮藏物质分解转化; 大分子修复能力; 抗氧化能力

Difference in germination characteristics of different winter wheat cultivars under drought stress

QIAO Zhi-Xin¹, ZHANG Jie-Dao², WANG Yu¹, GUO Qi-Fang¹, LIU Yan-Jing¹, CHEN Rui¹, HU Wen-Hao¹, and SUN Ai-Qing^{1,*}

¹ National Key Laboratory of Wheat Improvement / College of Agriculture, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China;

² College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China

Abstract: Drought is an important stress affecting wheat production, which can reduce the quality of germination and seedling establishment. In order to understand the seed germination characteristics of wheat cultivars under drought stress, the germination characteristics under drought stress of 128 wheat cultivars widely used in production were identified by sand cultivation and water control method. Six wheat cultivars with significant differences in germination characteristics under drought stress ((Shannong 28 (SN28), Chang 6878 (C6878), Yannong 19 (YN19), Shannong 23 (SN23), Xinmai 296 (XM296), and Xinmai 38 (XM38)) were selected for physiological and biochemical analysis during seed germination under drought stress. The results showed that the germination characteristics under drought stress of 128 wheat cultivars were divided into 5 categories according to the drought tolerance coefficient of vigor index: good, the better, medium, the worse, and the worst. Eighteen wheat cultivars with good germination characteristics under drought stress, including SN28 and C6878, had fast seed germination and healthy seedlings.

本研究由国家重点研发计划项目(2018YFD0100904)资助。

The study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2018YFD0100904).

* 通信作者(Corresponding author): 孙爱清, E-mail: saqssh@sdau.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: 1197406941@qq.com

Received (收稿日期): 2023-06-05; Accepted (接受日期): 2024-01-12; Published online (网络出版日期): 2024-02-21.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20240220.1713.016>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Twenty-six wheat cultivars with poor germination characteristics under drought stress, such as XM38 and Lemai 185, had slow seed germination, dispersed germination time, low germination percentage (GP), and poor seedling uniformity. The physiological and biochemical indices of wheat cultivars with different germination characteristics under drought stress were further determined. The results showed that the relative expression level of *TDP1* gene at the early stage of germination under drought in SN28 and C6878 with good germination characteristics under drought stress was significantly higher than the control. POD activity at the early stage of germination under drought was significantly higher than the control. The activities of α -amylase and cysteine protease were less affected by drought, and the soluble protein content at the late stage of germination was significantly higher than the control. However, the relative expression levels of DNA and protein repair genes in seed embryos of XM296 and XM38 with poor germination characteristics under drought stress were relatively delayed under drought stress. The activity of cysteine protease decreased significantly under drought stress. The above results indicated that wheat cultivars with good germination characteristics under drought stress showed strong macromolecular repair ability in seed embryos and antioxidant capacity in seed, early mobilization of storage substances during seed germination and seedling establishment under drought stress, and finally had fast germination speed and high seedling quality.

Keywords: wheat (*Triticum aestivum* L.); drought stress; seed germination characteristics; decomposition and transformation of storage substances; macromolecular repair ability; antioxidant capacity

小麦是世界上种植最广泛的粮食作物^[1], 也是我国的主要粮食作物之一。随着全球气候变暖和水资源日益短缺, 干旱胁迫成为限制小麦生产的重要因素^[2]。小麦在生长的任何时期都可能受到干旱的影响, 其中发芽和幼苗生长期是植物生长的关键阶段^[3], 该阶段经常受到干旱的影响^[4]。萌发成苗期遭遇干旱胁迫会导致小麦种子萌发延迟, 种子发芽率和幼苗活力下降^[5], 幼苗冬前生长受阻、分蘖不足, 难以壮苗越冬, 对后期生长带来一系列不可逆的负效应, 进而影响产量^[6]。

小麦种子从外界吸收水分开始萌发后, 内部要经历一系列的生理过程, 包括营养物质的动员、酶的产生和活化、蛋白质的重新合成、DNA 修复等^[7]。种子萌发期间的 DNA 修复对维持种子活力和发芽能力至关重要^[8], DNA 损伤程度及修复所需时间决定了种子发芽的速度^[9]。在种子贮藏和萌发过程中, ROS 诱导的 DNA 氧化损伤被认为是 DNA 损伤的主要来源^[10]。羟基自由基应激主要通过链切除对 DNA 造成直接损伤, 并对嘧啶和嘌呤碱基造成氧化损伤^[11]。种子萌发过程中细胞需要在各种修复酶的参与下修复受损的 DNA 以维持基因的稳定性^[12]。DNA 修复系统酶 TDP1 参与去除拓扑异构酶 I (TOP1) 抑制剂引起的 DNA 损伤, 它能水解 DNA 3' 端的酪氨酸磷酸二酯键从而修复 DNA 损伤^[13]。

种子萌发过程中蛋白质损伤修复也发挥重要作用。在种子干燥和贮藏过程中会形成异常氨基酸, 导致蛋白质错误折叠, 引起蛋白质功能的下降或丧失^[14]。种子含有一种非常活跃的蛋白质 L-异天冬氨酸-O-甲基转移酶(PIMT), 通过催化异常的 L-异天冬氨酸残基转换为正常的 L-天冬氨酸^[15], 在限制

和修复损伤的蛋白质(天冬氨酸和天冬酰胺残基)中发挥作用^[16]。水稻 PIMT 介导的蛋白质修复系统在增强种子寿命和活力方面起作用^[17], *OsPIMT1* 在转基因种子中的过表达减少了胚胎中 isoAsp 蛋白的积累, 提高了种胚活力^[18]。拟南芥 *PIMT2* 主要定位于内膜系统, 参与一些亚细胞中蛋白质的修复^[19]。

种子萌发过程中贮藏物质分解转化影响萌发成苗, 干旱胁迫会使小麦种子贮藏物质转化率显著下降^[20]。淀粉作为禾谷类种子中主要能源物质, 在种子萌发过程中分解为可溶性糖, 为种子萌发和幼苗生长提供能量^[21]。 α -淀粉酶在淀粉动员中起主导作用, 在小麦种子萌发过程中大多数与 α -淀粉酶相关的基因从种子吸胀 12 h 开始上调, 在吸胀 37 h 达到最大值^[22]。贮藏蛋白在种子萌发过程中也起着不可替代的作用, 其分解产物氨基酸为种胚生长提供主要的氮源。半胱氨酸蛋白酶参与胚乳贮藏蛋白的动员^[23]。脂肪的分解转化也影响种子萌发成苗, 对小麦种子萌发的蛋白组研究表明, 脂肪酸降解途径是干旱、盐度和淹涝胁迫下普遍存在的胁迫响应途径之一^[3]。因此, 提高物质代谢关键酶活性, 可加速种子贮藏物质分解, 改善种子碳、氮代谢过程, 进而促进萌发成苗, 提高幼苗健壮度^[24]。

许多文献报道了在小麦植株生长发育和产量形成过程中的干旱胁迫响应机制^[25], 但对种子萌发过程这个决定小麦生长的重要阶段研究较少。本研究采用沙培控水法对 128 个小麦品种进行干旱萌发特性鉴定; 筛选出干旱萌发特性差异显著的品种, 测定其干旱胁迫下种子发芽生长指标、种胚大分子修复基因表达水平、抗氧化酶类以及贮藏物质分解酶类活性, 以期揭示不同干旱萌发特性小麦品种在萌

发期干旱胁迫下的生理响应规律。研究结果将为培育小麦耐旱新品种、提高干旱胁迫下小麦种子萌发成苗质量提供理论依据和技术指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料与方法

1.1.1 试验材料 选择生产上应用广泛的 128 个小麦品种为材料, 于 2021 年 10 月统一种植, 2022 年 6 月统一收获, 自然干燥后脱粒, 用于干旱胁迫下种子萌发特性鉴定。

筛选出干旱萌发特性好的山农 28 号和长 6878, 干旱萌发特性中等的烟农 19 和山农 23 号, 干旱萌发特性差的鑫麦 296 和新麦 38, 测定干旱胁迫下种子发芽生长指标、种胚修复相关基因表达量、抗氧化酶类活性和贮藏物质分解酶类活性。

1.1.2 材料培养与处理 干旱萌发特性鉴定: 选用 128 个小麦品种, 每个品种每处理取 100 粒种子, 3 次重复。分别在室内沙培人工控水(正常条件-沙饱和和含水量的 65%、干旱胁迫-沙饱和和含水量的 20%)条件下进行。

萌发期生理生化指标测定: 选用 6 个干旱萌发特性不同的小麦品种, 在萌发期测定种胚 DNA 和蛋白质修复相关基因(*TDPI*、*PIMT*)表达量。设对照(正常条件)和干旱胁迫 2 个处理, 每处理取 100 粒种子, 3 次重复。将种子整齐摆放到装有不同含水量石英沙的发芽盒内, 在 20℃培养箱黑暗条件下培养, 在种子萌发 12、24 和 48 h 剥取整粒种胚, 冻存于液氮中。用球磨仪研磨进行样品粉碎, 随即装入冻存管, 置于-80℃超低温冰箱保存备用。选用 6 个小麦品种测定萌发期生理生化指标。设对照和干旱 2 个处理, 每处理取 100 粒种子, 6 次重复。分别于种子萌发 6、12、24、36、48 和 72 h 取整粒小麦种子, 冻存于液氮中。样品用球磨仪研磨后装入冻存管, 置于-80℃超低温冰箱保存备用。

1.2 试验方法

1.2.1 种子发芽和幼苗生长指标的测定 采用沙床进行种子发芽试验, 正常条件加水量为沙饱和和含水量的 65%, 干旱萌发试验采用人工称重的方法控水, 加水量为沙饱和和含水量的 20%。发芽盒装入湿沙 4 cm, 每盒整齐放置 100 粒小麦种子, 覆沙 2 cm, 摊平沙面, 盖上盒盖。在 20℃、光周期 12 h/12 h 的发芽室培养。置床第 3 天打开盒盖, 每天固定时间称重, 第 4~8 天每天浇水至初始重量。发芽过程中

每天记录萌发的正常幼苗数, 至第 8 天将幼苗取出, 统计正常幼苗数。每个发芽盒随机取 30 株小麦幼苗, 量取根长、苗长。将全部正常幼苗的根和苗分开, 于烘箱 105℃杀青 30 min 后转至 80℃烘干至恒重, 用天平准确称量根、苗干重, 计算发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、单株干重、根冠比。

发芽指数(GI)= $\Sigma(Gt/Dt)$, 式中, Dt 为发芽天数, Gt 为对应天数的发芽种子数。

活力指数(VI)= $GI \times S$, 式中, S 为正常幼苗单株干重。

耐旱系数(DC)= $DT/CK \times 100\%$, 式中, DC 为耐旱系数, CK 为对照测定值, DT 为干旱测定值。

1.2.2 生理生化指标测定 小麦种子 SOD、POD 活性测定主要参考马雪丽^[26]的方法; α -淀粉酶、可溶性糖、可溶性蛋白含量的测定主要参考陈蕾太^[23]的方法; 半胱氨酸蛋白酶活性测定主要参考曲思泛^[27]的方法。

1.2.3 荧光定量 PCR 取研磨好的待测样品, 用 Biospin 多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒(博迈斯, 中国北京)提取总 RNA; 用 Nanodrop 超微量分光光度计检测 RNA 纯度(OD_{260}/OD_{280}); 用 1%琼脂糖凝胶电泳法检测提取的 RNA 是否降解以及是否有 DNA 或蛋白质的污染。用 TaKaRa 试剂盒(PrimeScript RT reagent Kit with gDNA Eraser)合成 cDNA, 于-20℃保存备用。引物由北京六合华大基因科技有限公司合成(表 1)。

荧光定量 PCR 扩增使用 ABI Stepone plus 荧光定量 PCR 仪。加入上下游特异引物各 0.4 μ L, 接着加入 0.4 μ L ROX、10 μ L 2 $\times$ SYBR Premix (TaKaRa) 和 2 μ L cDNA, 再用 RNase Free ddH₂O 补足至 20 μ L。设置扩增程序为预变性 95℃ 5 min; 40 个循环 95℃ 5 s, 60℃ 30 s, 40 个循环, 收集荧光; 65℃ 升至 95℃ (0.5℃ s⁻¹), 分析熔解曲线。根据 Ct 值计算各基因相对表达量, 不同品种、不同基因都设置不同的参比, 比较各品种不同处理的基因相对表达量。

1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 进行数据处理, 用 GraphPad Prism 8.0 进行图表制作, 用 IBM SPSS Statistics 21 软件对数据进行方差分析、多重比较、显著性检验, 用 R4.2.1 进行聚类分析, 用 Adobe Photoshop 2020 进行图片处理, 用 OmicStudio 工具(<https://www.omicstudio.cn/tool>)绘制相关性热图。

表 1 qRT-PCR 引物序列
Table 1 Primer sequence of qRT-PCR

基因号	基因名称	上游引物序列	下游引物序列
Gene ID	Gene name	Primer sequences (5'-3')	Primer sequences (5'-3')
LOC542814	<i>Actin</i>	CCGGCATTGTCCACATGAA	CCAAAAGGAAAAGCTGAACCG
TraesCS2A02G289700	<i>TDP1</i>	GGAGGGTTGCTACTCAGACGG	GGAGAAGCTGTGGTAGGGTCAC
TraesCS2D02G338700	<i>P1MT</i>	GGGCTTTACCCCTTACACCG	AACCACTGCCTGATCCAACGT

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下小麦种子萌发特性分析

2.1.1 干旱胁迫对小麦种子发芽生长指标的影响
选择生产上应用广泛的 128 个小麦品种, 分别

测定正常条件和干旱胁迫下种子发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、单株干重等指标, 对各小麦品种间及处理间发芽活力差异进行方差分析可知, 小麦各发芽指标在品种、处理间及两因素的交互效应间均表现出极显著差异(表 2)。大多数小麦品种的

表 2 品种、干旱处理对小麦发芽生长指标的方差分析
Table 2 Variance analysis of cultivars and drought treatment of wheat germination and seedling growth indices

指标	变异来源	品种	处理	品种×处理
Index	Source of variation	Cultivar	Treatment	Cultivar × treatment
发芽势 GE (%)	方差 SS	11,927.286	2523.000	3543.667
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	93.916	2523.000	27.903
	F 值 F-value	14.041**	377.198**	4.172**
发芽率 GP (%)	方差 SS	935.967	86.001	469.499
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	7.370	86.001	3.697
	F 值 F-value	2.758**	32.188**	1.384**
发芽指数 GI	方差 SS	2054.155	2502.913	513.813
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	16.174	2502.913	4.046
	F 值 F-value	25.364**	3924.998**	6.344**
活力指数 VI	方差 SS	2.862	3.315	0.612
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	0.023	3.315	0.005
	F 值 F-value	18.525**	2724.480**	3.963**
单株干重 SSDW (mg)	方差 SS	0.002	0.001	0.000
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	1.91E-05	0.001	3.08E-06
	F 值 F-value	15.116**	876.879**	2.436**
根长 RL (cm)	方差 SS	16,633.052	16,985.516	13,768.896
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	128.938	16,985.516	108.417
	F 值 F-value	43.832**	5774.159**	36.856**
苗长 SL (cm)	方差 SS	8147.920	11,212.904	1414.555
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	63.162	11,212.904	11.138
	F 值 F-value	38.678**	6866.278**	6.821**
根冠比 R/S	方差 SS	16.194	25.806	4.746
	自由度 DF	127	1	127
	均方差 MS	0.128	25.806	0.037
	F 值 F-value	10.548**	2134.674**	3.091**

*表示在 0.05 概率水平差异显著; **表示在 0.01 概率水平差异显著。
*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$. GE: germination energy; GP: germination percentage; GI: germination index; VI: vigor index; SSDW: single seedling dry weight; RL: root length; SL: seedling length; R/S: root/shoot.

发芽指数、活力指数、单株干重在干旱胁迫下显著降低,根冠比显著增加,而发芽势和发芽率在干旱胁迫下无显著变化。

对正常条件下 128 个小麦品种的发芽生长指标进行多重比较,结果表明淮麦 608、Karl92 和京冬 6 号等品种活力指数显著高于其他品种。以发芽势和发芽指数来衡量发芽速度,发芽势显著高的品种有 Sunstate、运旱 2129、济南 8 号、烟农 19 等,发芽指数显著高的品种有济南 8 号、烟农 19、藁城 8901、晋麦 30、淮麦 608 和中麦 175 等。幼苗健壮的品种有淮麦 608、Karl92、百农 4199 和京冬 6 号等,根系生长好的品种有冀 5265、藁城 8901 和烟农 19 等。出苗整齐的品种有鲁麦 21 号、济麦 22、衡 15-4229、豫农 949、冀中麦 6 号、淮麦 608 等(附表 1)。

对干旱条件下 128 个小麦品种的发芽生长指标进行多重比较表明,干旱条件下高活力品种有百农 4199、核生 2 号、淮麦 608、烟农 19、运旱 2129 等。在干旱胁迫下发芽快的品种中,发芽势显著高的品种有晋麦 30、Sunstate、济南 8 号等,发芽指数显著高的品种有济南 8 号和山农 26 号等。干旱胁迫下幼苗健壮的品种有百农 4199、核生 2 号、烟农 19、运旱 2129、长 6359、淮麦 608 等 10 个,其中干旱条件下根系生长好的品种有烟农 19、农大 981 和藁城 8901 等。干旱条件下出苗整齐的品种有济麦 22、济麦 23、郑育麦 9987 等(附表 2)。

综合各发芽活力指标来看,济南 8 号、淮麦 608 等品种在正常条件和干旱胁迫下萌发特性均好;豫麦 35、烟农 19 等品种表现为正常条件下萌发特性好,但干旱胁迫下萌发特性差;鑫麦 296、新麦 38、乐麦 185 等品种表现为正常条件和干旱胁迫下萌发特性均差。

2.1.2 干旱胁迫下小麦种子萌发特性评价 比较干旱胁迫下 128 个小麦品种各发芽生长指标与正常条件相比的降幅,结果表明干旱胁迫下各小麦品种的活力指数降幅最大,其次是发芽指数、单株干重等,发芽率降幅最小。比较干旱胁迫下品种间发芽生长指标的降幅差异,长 6878、鲁麦 21 号、山农 28 号、石家庄 8 号、山农 18、鲁麦 23 号、沧麦 119 和长 6359 等品种的发芽指标降幅显著低于其他品种,降幅均小于 10% (附表 3); 豫麦 35、乐麦 185、新麦 38 和鑫麦 296 等品种的发芽指标降幅显著高于其他品种,降幅高达 20%~40% (附表 4)。

为了更好地评价 128 个小麦品种的干旱萌发特

性差异,利用活力指数的耐旱系数进行聚类分析,将小麦品种的干旱萌发特性分为 5 类,分别命名为 I~V (图 1)。I 类干旱萌发特性好的小麦品种有山农 28 号、长 6359、百农 4199、长 6878 等 18 个,占供试品种的 14.06%,耐旱系数大于 86%。其中山农 28 号的耐旱系数最高,高于 100%。II 类干旱萌发特性较好的品种有山农 16、烟农 836、新麦 21 等 22 个,占供试品种的 17.19%,耐旱系数均在 80%~86%之间。III 类干旱萌发特性中等的小麦品种有烟农 19、山农 23 号、青麦 6 号、济南 8 号等 25 个,占供试品种的 19.53%,耐旱系数均在 76.5~80%。IV 类干旱萌发特性较差的小麦品种有鑫麦 296、Sunstate、晋麦 30、运旱 2129 等 37 个,在供试品种中占比最大(28.91%),耐旱系数均在 70.5~76.5%。V 类干旱萌发特性差的小麦品种有沧麦 119、淮麦 608、新麦 38 等 26 个,耐旱系数均低于 70.5%,其中新麦 38、良星 77 的耐旱系数低于 60%,干旱萌发特性显著差于其他品种。

综合分析各品种在正常条件和干旱胁迫下的萌发特性,选择山农 28 号等 6 个干旱萌发特性差异显著的品种,进行种子萌发过程中大分子修复能力、抗氧化能力与贮藏物质分解转化特性分析。在干旱胁迫条件下,山农 28 号的活力指数和单株干重降幅小,活力指数耐旱系数最高;长 6878 的活力指数、单株干重和发芽指数降幅小,萌发速度快;烟农 19 的活力指数、单株干重降幅小,但发芽指数降幅较大;山农 23 号的干旱萌发特性中等;鑫麦 296 和新麦 38 的发芽势降幅大,干旱萌发特性差(附表 1~附表 4 和图 1)。

2.2 干旱胁迫下不同小麦品种发芽生长指标和萌发成苗表型差异

选择干旱萌发特性不同的 6 个小麦品种,比较正常和干旱胁迫下不同品种之间种子发芽活力指标和幼苗生长指标的差异,结果如图 2、图 3 所示。6 个品种均表现为干旱胁迫极显著降低了发芽指数(GI),显著或极显著抑制苗长(SL),极显著增加了根冠比(R/S),而对发芽率(GP)无显著影响。但各个品种活力指数(VI)、根长(RL)、单株干重(SSDW)在干旱胁迫下的变化存在显著不同。其中干旱胁迫下萌发特性好的品种发芽势(GE)、VI、SSDW 均无显著变化;此外山农 28 号干旱胁迫下根长极显著增加。烟农 19 干旱胁迫下 GE、SSDW 无显著变化,但 VI 极显著降低;山农 23 号干旱胁迫下 GE 和 VI 显著降低,

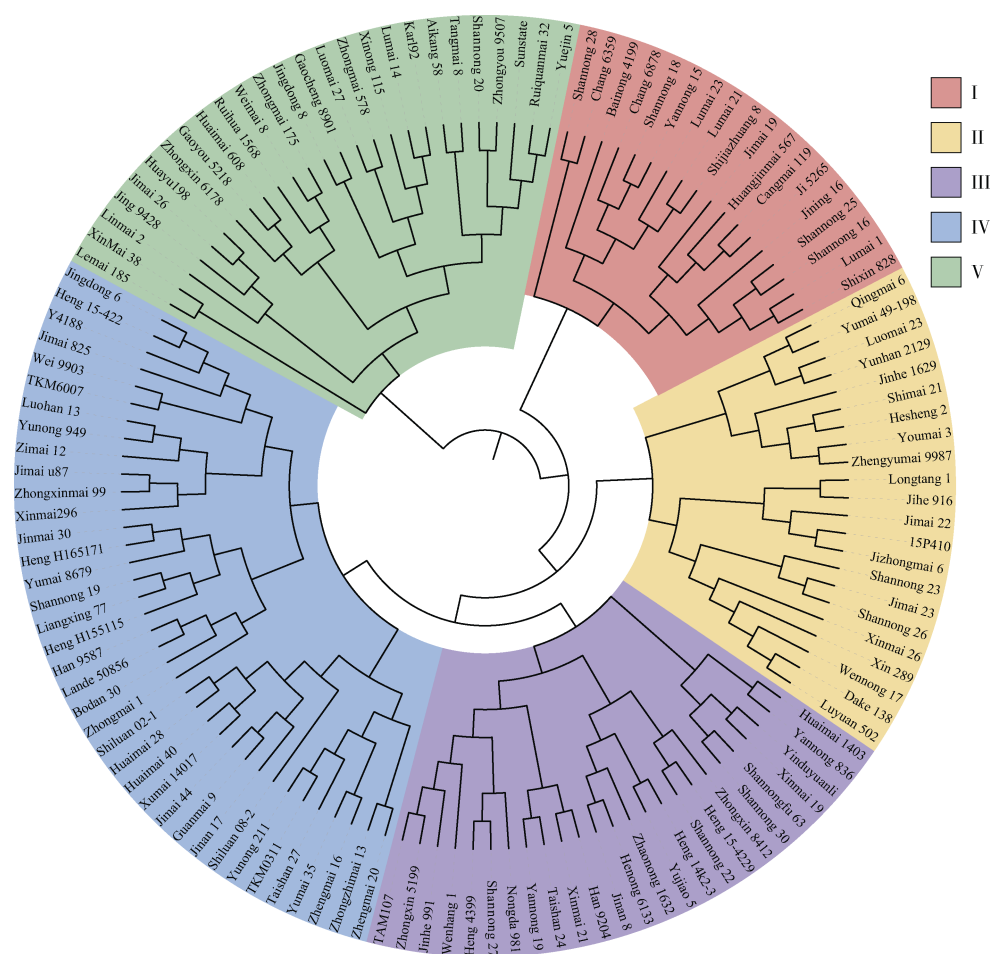


图 1 基于不同小麦品种活力指数耐旱系数的聚类图

Fig. 1 Cluster diagram based on drought tolerance coefficient of vigor index of different wheat cultivars

I~V 分别表示干旱萌发特性好、较好、中等、较差、差的小麦品种。

I-V means the germination characteristics under drought stress with good, the better, medium, the worse, and poor of wheat cultivars, respectively.

SSDW 极显著降低; 两品种表现为干旱萌发特性中等。干旱胁迫下萌发特性差的品种 GE、VI、SSDW 和 RL 均为极显著降低(图 2)。

在种子吸胀萌动到幼苗形态建成过程中,不同小麦品种的种子萌发和幼苗生长对干旱胁迫的响应不同。正常条件下,各小麦品种在萌发 24 h 胚根突破种皮完成萌动,随后进入幼苗生长阶段。但在干旱胁迫条件下,萌发 24 h 时只有萌发特性好的品种胚根突破种皮;其中,干旱萌发 72 h 时山农 28 号的胚根、胚芽长度及健壮度与对照无显著差异,其余品种均表现为干旱胁迫显著抑制其幼苗生长(图 3)。

2.3 干旱胁迫下小麦种胚 DNA 和蛋白质修复相关基因表达水平差异

对 6 个小麦品种萌发过程中种胚 *TDPI* 基因表达量检测表明, 干旱萌发特性好的长 6878 种胚 *TDPI*

基因表达水平在正常条件下持续升高,但在干旱胁迫下表现出先升后降趋势;干旱萌发特性中等的山农 23 号种胚 *TDPI* 基因表达水平则表现为在正常条件下持续升高,而干旱胁迫下变化不大;干旱萌发特性差的小麦品种鑫麦 296 和新麦 38 种胚中 *TDPI* 基因相对表达量在正常和干旱胁迫下均表现出缓慢下降的趋势。对不同小麦品种干旱胁迫下种胚 *TDPI* 基因表达水平变化比较表明,干旱萌发特性好的品种长 6878 在干旱萌发 12 h、山农 28 号在干旱萌发 24 h 种胚 *TDPI* 基因表达显著高于对照;干旱萌发特性中等的山农 23 号干旱萌发 12~24 h 基因表达显著高于对照,烟农 19 基因表达不受干旱胁迫的影响;干旱萌发特性差的鑫麦 296 干旱萌发 12 h 的基因表达显著低于对照,而萌发 48 h 基因表达显著高于对照,新麦 38 种胚 *TDPI* 基因表达不受干旱胁迫的影响(图 4-A)。

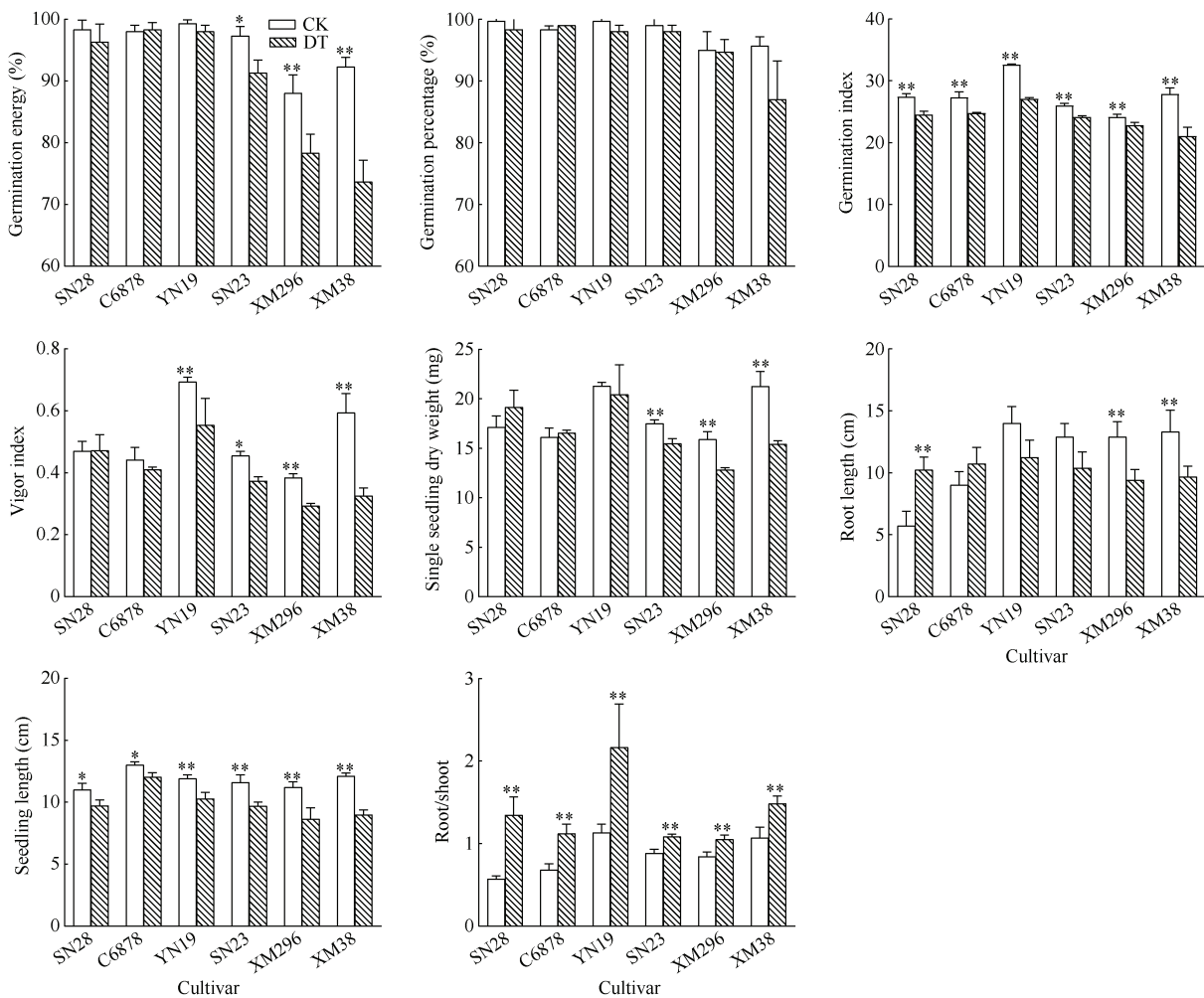


图 2 不同小麦品种发芽生长指标差异

Fig. 2 Difference of germination and growth indices of different wheat cultivars

SN28: 山农 28 号; C6878: 长 6878; YN19: 烟农 19; SN23: 山农 23 号; XM296: 鑫麦 296; XM38: 新麦 38。CK: 对照; DT: 干旱胁迫处理。*表示在 0.05 概率水平差异显著; **表示在 0.01 概率水平差异显著。

SN28: Shannong 28; C6878: Chang 6878; YN19: Yannong 19; SN23: Shannong 23; XM296: Xinmai 296; XM38: Xinmai 38。CK: control check; DT: drought stress treatment. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

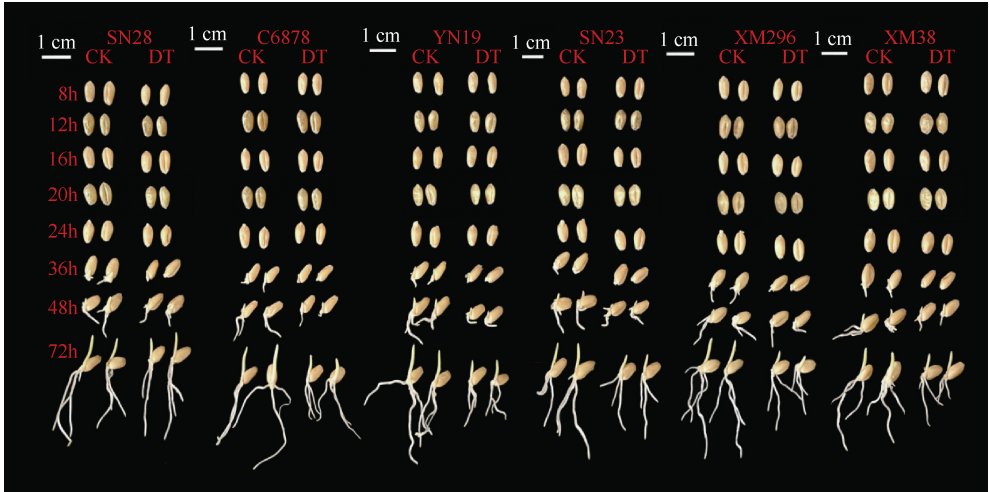


图 3 不同小麦品种萌发早期种子和幼苗形态比较

Fig. 3 Comparison of seed and seedling morphology of different wheat cultivars at early germination stage

缩写同图 2。Abbreviations are the same as those given in Fig. 2.

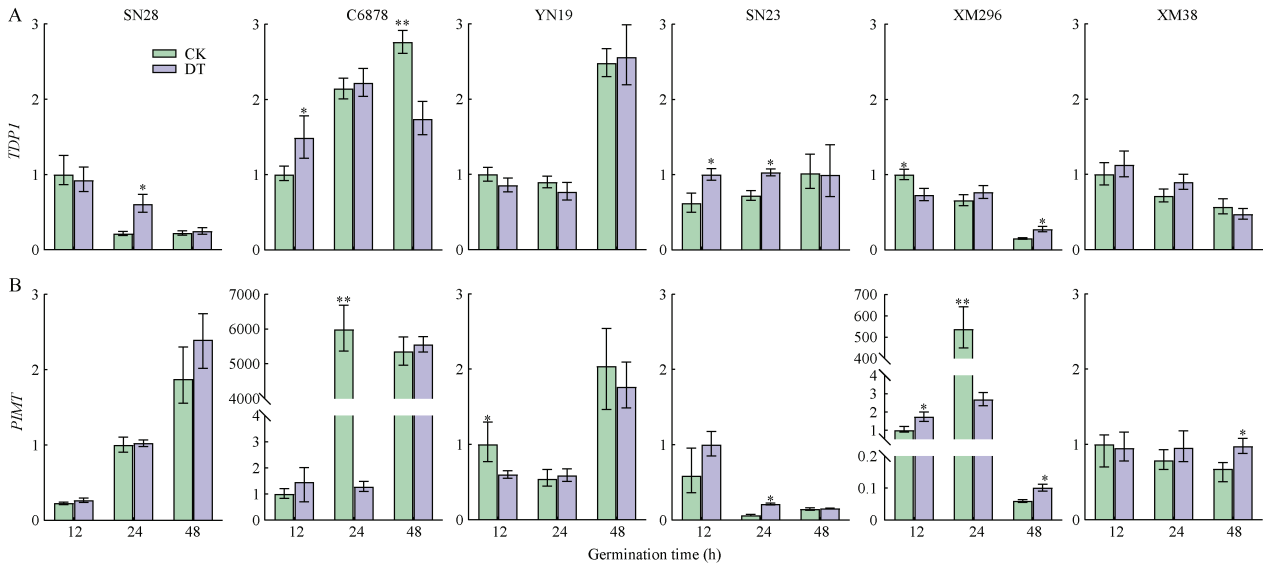


图 4 干旱胁迫下不同小麦品种种胚 *TDPI* 和 *PIMT* 基因相对表达量差异

Fig. 4 Difference in relative expression of *TDPI* and *PIMT* gene in seed embryo of different wheat cultivars under drought stress

缩写同图 2。*表示在 0.05 概率水平差异显著; **表示在 0.01 概率水平差异显著。

Abbreviations are the same as those given in Fig. 2. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

分别以干旱胁迫下各品种不同萌发时期的 *TDPI* 基因表达量计算耐旱系数, 比较干旱胁迫对不同品种 *TDPI* 基因表达的影响, 表明 *TDPI* 基因表达对干旱胁迫的响应规律与小麦品种的干旱萌发特性显著相关。干旱萌发特性好的山农 28 号干旱萌发 24~48 h 基因表达极显著高于其他品种, DNA 修复能力强; 干旱萌发特性差的鑫麦 296 干旱萌发 12 h 基因表达显著低于其他品种, DNA 修复能力弱(图 5-A)。

对 6 个小麦品种萌发过程中种胚 *PIMT* 基因表达量检测表明, 干旱萌发特性好的山农 28 号、长 6878 种胚 *PIMT* 基因表达量正常和干旱胁迫下均呈逐渐上升的趋势; 干旱萌发特性差的鑫麦 296 种胚 *PIMT* 基因表达量正常和干旱胁迫下呈先升后降的

趋势, 新麦 38 种胚 *PIMT* 基因表达量在正常条件下呈持续下降的趋势, 但在干旱胁迫下变化不大; 此外, 正常条件下长 6878 和鑫麦 296 种胚 *PIMT* 基因相对表达量很高, 高达 500~7000。对不同小麦品种干旱胁迫下种胚 *PIMT* 基因表达水平变化比较表明, 干旱萌发特性好的山农 28 号干旱萌发 12~48 h 种胚 *PIMT* 基因表达与对照无显著差异, 而长 6878 干旱萌发 24 h 种胚 *PIMT* 基因表达极显著低于对照; 山农 23 号干旱萌发 24 h 种胚 *PIMT* 基因表达显著高于对照, 烟农 19 干旱萌发 12 h 基因表达显著低于对照; 干旱萌发特性差的鑫麦 296 干旱萌发 12 h 和 48 h 基因表达显著高于对照, 而干旱萌发 24 h 极显著低于对照, 新麦 38 干旱萌发 12~48 h 基因表达与对照无显著差异(图 4-B)。

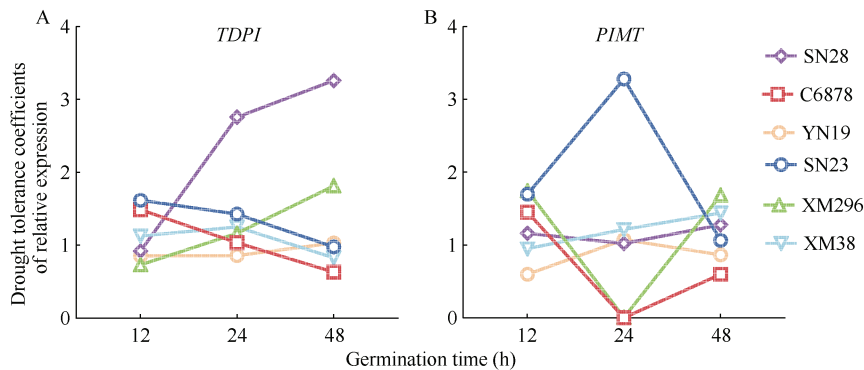


图 5 干旱胁迫下不同小麦品种种胚大分子修复基因表达的耐旱系数

Fig. 5 Drought tolerance coefficients of macromolecular repair gene expression in seed embryo of different wheat cultivars under drought stress

缩写同图 2。Abbreviations are the same as those given in Fig. 2.

同样对干旱胁迫下各品种不同萌发时间的 *P1MT* 基因表达量计算耐旱系数, 比较干旱胁迫对不同品种 *P1MT* 基因表达的影响, 表明 *P1MT* 基因表达对干旱胁迫的响应规律与小麦品种的干旱萌发特性不相关。山农 23 号干旱萌发 24 h 种胚 *P1MT* 基因表达极显著高于其他品种, 蛋白质修复能力强; 而长 6878 和鑫麦 296 干旱胁迫下种胚 *P1MT* 基因表达极显著低于其他品种, 蛋白质修复能力弱(图 5-B)。

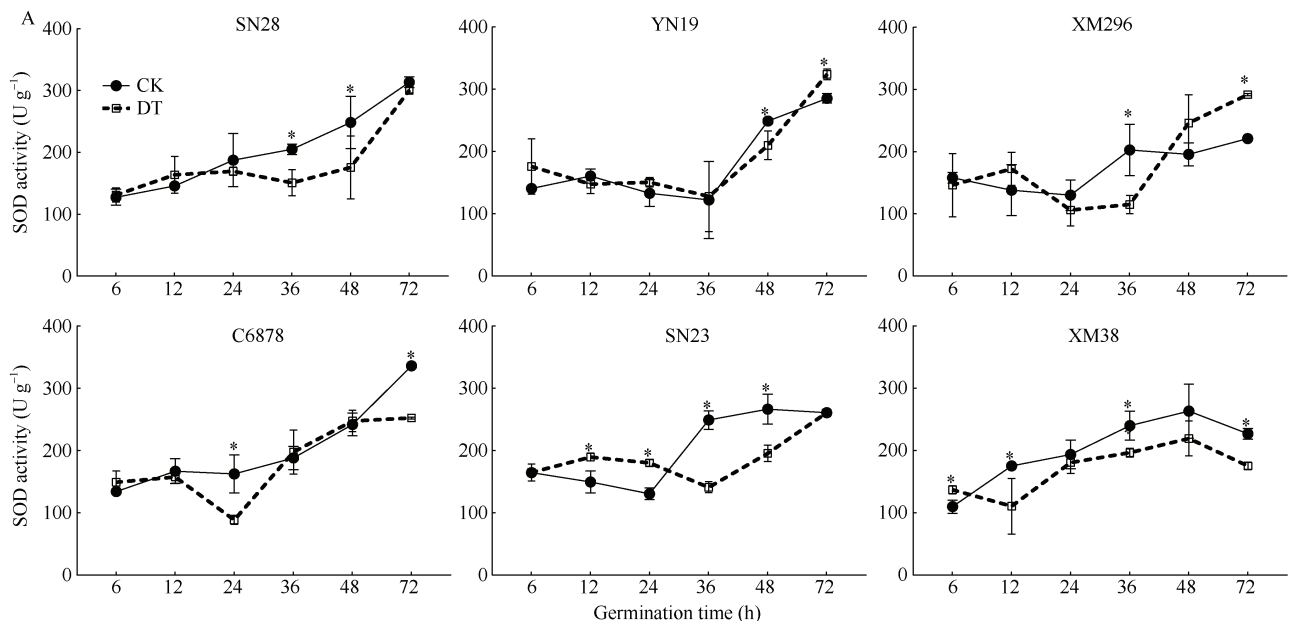
2.4 干旱胁迫对种子萌发过程中抗氧化酶活性的影响

为比较干旱胁迫对不同萌发特性小麦品种抗氧化能力的影响, 对 6 个小麦品种在种子萌发过程中的 SOD 和 POD 活性进行测定。SOD 活性测定结果表明, 正常条件下小麦种子 SOD 活性随着萌发时间的延长呈缓慢上升趋势。干旱胁迫条件下 SOD 活性整体变化趋势与对照相似, 但有不同程度的下降(图 6-A)。干旱胁迫下, 干旱萌发特性好的山农 28 号萌发 36~48 h 种子 SOD 活性显著低于对照; 而长 6878 萌发 24 h、72 h SOD 活性显著低于对照。干旱萌发特性中等的山农 23 号干旱萌发前期(12~24 h) SOD 活性显著高于对照, 而干旱萌发 48 h SOD 活性显著低于对照。干旱萌发特性差的鑫麦 296 干旱萌发 36 h SOD 活性显著低于对照; 新麦 38 干旱萌发 12 h、36 h 和 72 h 时 SOD 活性均显著低于对照。

对萌发过程中种子 POD 活性测定表明, 正常条件和干旱胁迫下 6 个小麦品种 POD 活性均呈缓慢上升趋势(图 6-B)。山农 28 号和鑫麦 296 均表现为干旱萌发 12 h 种子 POD 活性显著高于对照, 萌发 36 h 显著低于对照; 不同之处在于, 山农 28 号干旱萌发 72 h 酶活性显著高于对照, 而鑫麦 296 显著低于对照。干旱萌发特性中等的烟农 19 和山农 23 号干旱萌发 24 h 种子 POD 活性显著高于对照, 干旱萌发 36 h 和 72 h 种子 POD 活性显著低于对照。干旱萌发特性差的新麦 38 干旱萌发 12 h 和 48~72 h 种子 POD 活性均显著低于对照。

对 6 个小麦品种不同萌发时间种子 SOD、POD 活性与各发芽指标的耐旱系数进行相关性分析表明, 种子萌发 12 h 时 SOD 活性与 GI 呈极显著正相关。种子萌发 6 h 时 POD 活性与 GP、SSDW 呈显著正相关, 与 VI 呈极显著正相关; 种子萌发 24 h 时 POD 活性与 GP 呈显著正相关; 种子萌发 48 h 时 POD 活性与 GI 呈显著正相关。总体来看, 干旱胁迫下种子萌发 12 h 的 SOD 活性与种子萌发速度密切相关, 种子萌发 6 h 的 POD 活性与种子发芽活力密切相关(图 7)。

综上, 干旱萌发特性差的新麦 38 干旱萌发 12 h 种子 SOD 活性显著低于对照, 种子萌发速度慢; 干旱萌发特性好的品种干旱萌发 6 h 种子 POD 活性显著高于对照, 种子发芽活力高。



(图 6)

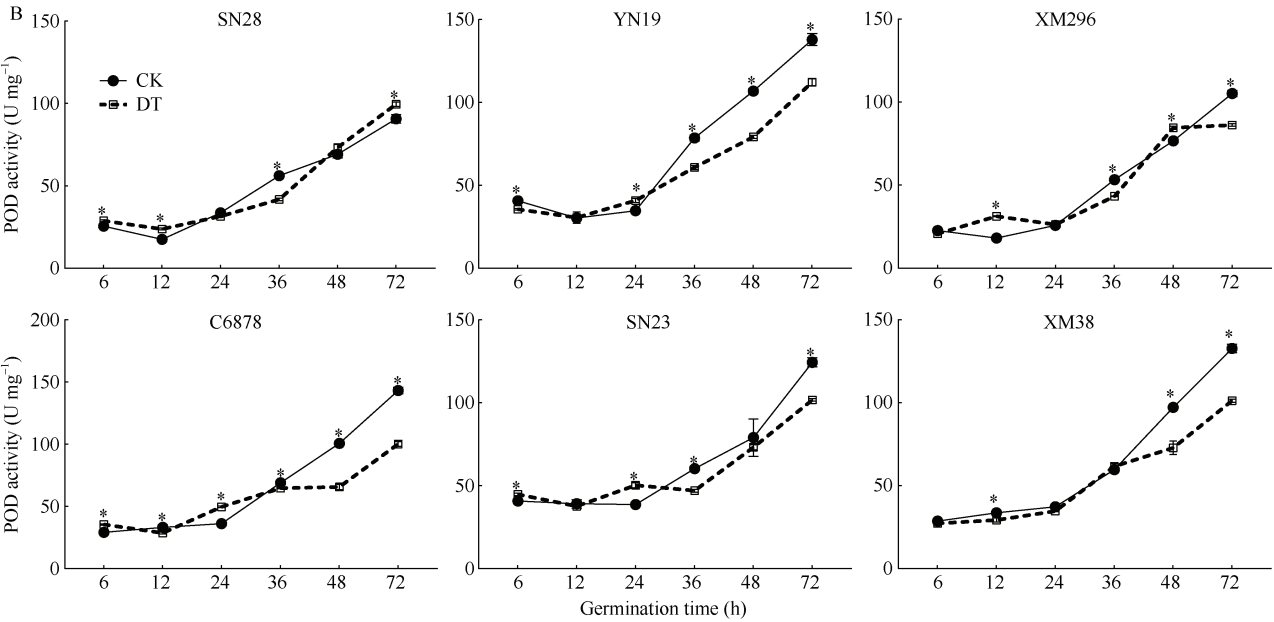


图 6 干旱胁迫对小麦种子萌发过程中 SOD 和 POD 活性的影响
Fig. 6 Effect of drought stress on SOD and POD activities at germination stage of wheat
缩写同图 2。*表示在 0.05 概率水平差异显著。
Abbreviations are the same as those given in Fig. 2. *: $P < 0.05$.

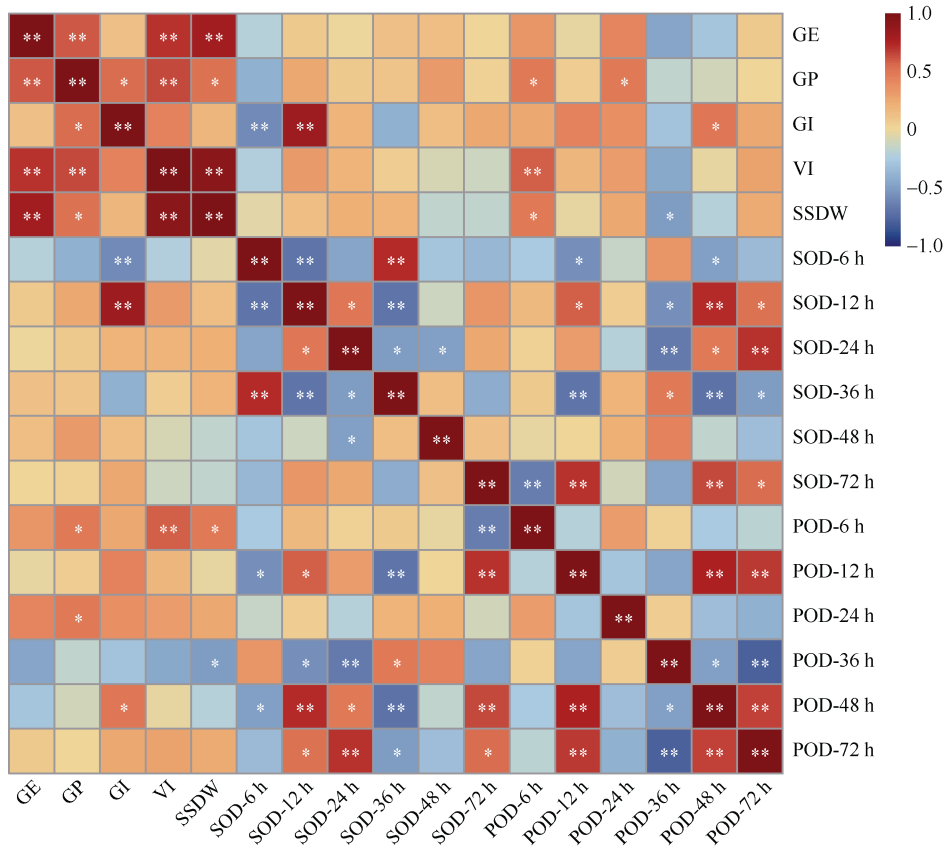


图 7 小麦种子 SOD、POD 活性与发芽指标耐旱系数的相关
Fig. 7 Correlation between drought tolerance coefficients of SOD, POD activities, and germination indices of wheat seeds
GE: 发芽势; GP: 发芽率; GI: 发芽指数; VI: 活力指数; SSDW: 单株干重。*表示在 0.05 概率水平差异显著; **表示在 0.01 概率水平差异显著。
GE: germination energy; GP: germination percentage; GI: germination index; VI: vigor index; SSDW: single seedling dry weight. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

2.5 干旱胁迫下小麦萌发过程中种子贮藏物质分解转化差异

2.5.1 干旱胁迫对种子萌发过程中物质代谢关键酶活性的影响 对 6 个小麦品种萌发过程中种子 α -淀粉酶活性测定结果表明, 干旱萌发特性好的品种正常条件和干旱胁迫萌发过程中种子 α -淀粉酶活性呈逐渐上升趋势; 干旱萌发特性差的鑫麦 296 α -淀粉酶活性也呈逐渐上升趋势, 新麦 38 正常条件下 α -淀粉酶活性呈上升趋势, 而干旱胁迫下的酶活性变化不大。对干旱胁迫下不同小麦品种种子

α -淀粉酶活性变化比较表明, 干旱萌发特性好的山农 28 号干旱萌发 36 h 的 α -淀粉酶活性显著低于对照, 干旱萌发 48~72 h 种子 α -淀粉酶活性与对照无显著差异; 干旱萌发特性差的品种干旱萌发 72 h 的 α -淀粉酶活性显著低于对照, 其中干旱胁迫对新麦 38 的 α -淀粉酶活性影响最早, 从 24 h 开始酶活性就持续显著低于对照。表明干旱胁迫对干旱萌发特性好的山农 28 号种子 α -淀粉酶活性影响较小, 对干旱萌发特性差的新麦 38 α -淀粉酶活性影响较大 (图 8-A)。

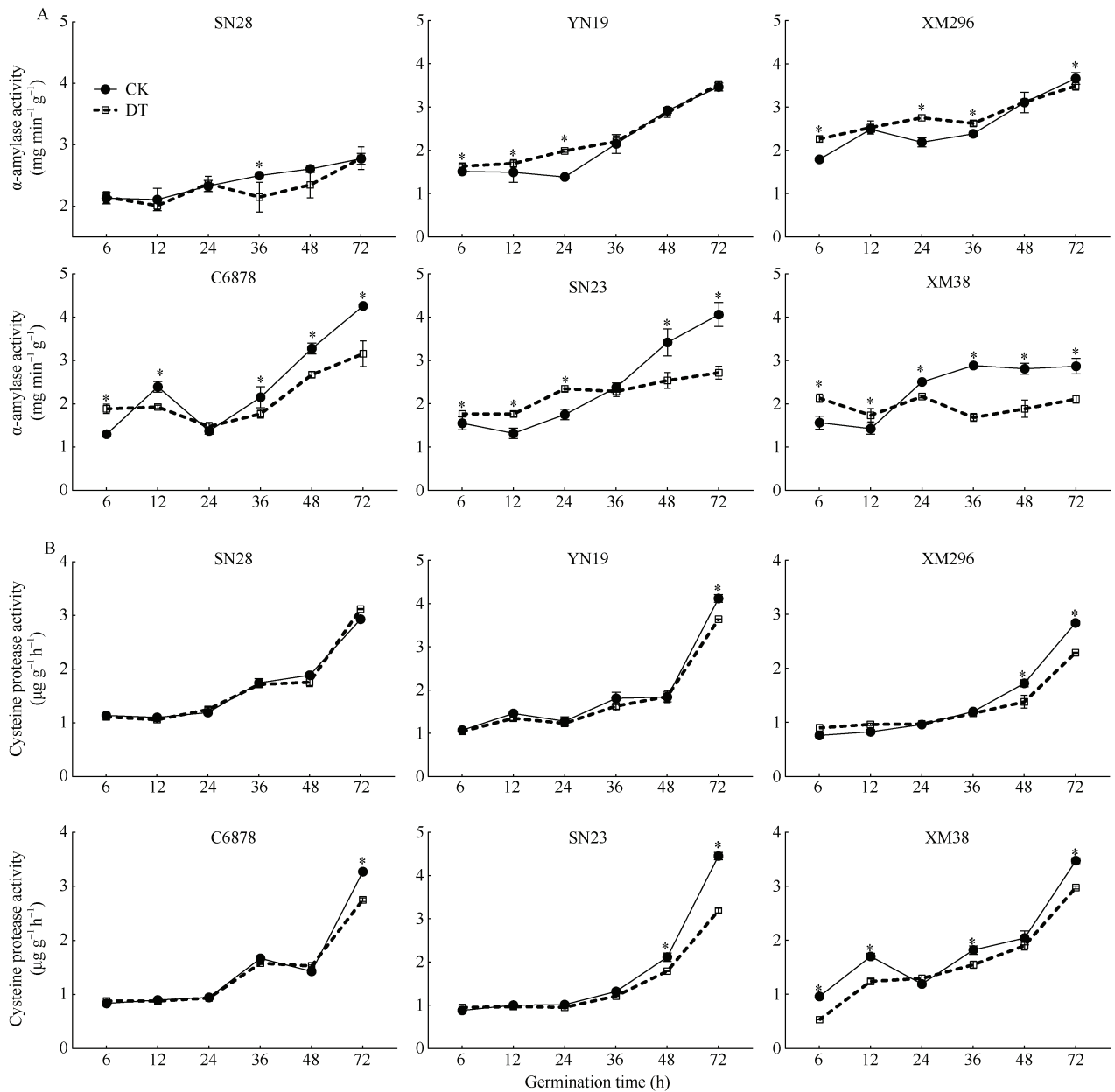


图 8 干旱胁迫对小麦种子萌发过程中 α -淀粉酶和半胱氨酸蛋白酶活性的影响

Fig. 8 Effect of drought stress on α -amylase and cysteine protease activity at germination stage in wheat seeds

缩写同图 2。*表示在 0.05 概率水平差异显著。

Abbreviations are the same as those given in Fig. 2. *: $P < 0.05$.

对 6 个小麦品种萌发过程中种子半胱氨酸蛋白酶活性测定结果表明, 在正常条件和干旱胁迫下各品种半胱氨酸蛋白酶活性均呈逐渐上升趋势。对干旱胁迫下半胱氨酸蛋白酶活性变化比较表明, 干旱萌发特性好的山农 28 号种子半胱氨酸蛋白酶活性不受干旱胁迫的影响; 干旱萌发特性中等的品种干旱萌发 72 h 半胱氨酸蛋白酶活性显著低于对照; 干旱萌发特性差的鑫麦 296 干旱萌发 48~72 h 半胱氨酸蛋白酶活性显著低于对照, 新麦 38 表现为干旱萌发多个时间点种子半胱氨酸蛋白酶活性均显著低于对照(图 8-B)。

2.5.2 干旱胁迫对小麦种子萌发过程中可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响 对 6 个小麦品种可溶性糖含量测定结果表明, 正常条件和干旱胁迫下各品种可溶性糖含量在种子萌发过程中均呈逐渐上升趋势(图 9-A)。对干旱胁迫下种子可溶性糖含量变化比较表明, 干旱萌发特性好的品种干旱萌发 36 h 或 48 h 可溶性糖含量显著低于对照; 干旱萌发特性中等的烟农 19 干旱胁迫下的可溶性糖含量变化不大; 干旱萌发特性差的品种干旱萌发 72 h 可溶性糖含量显著高于对照。

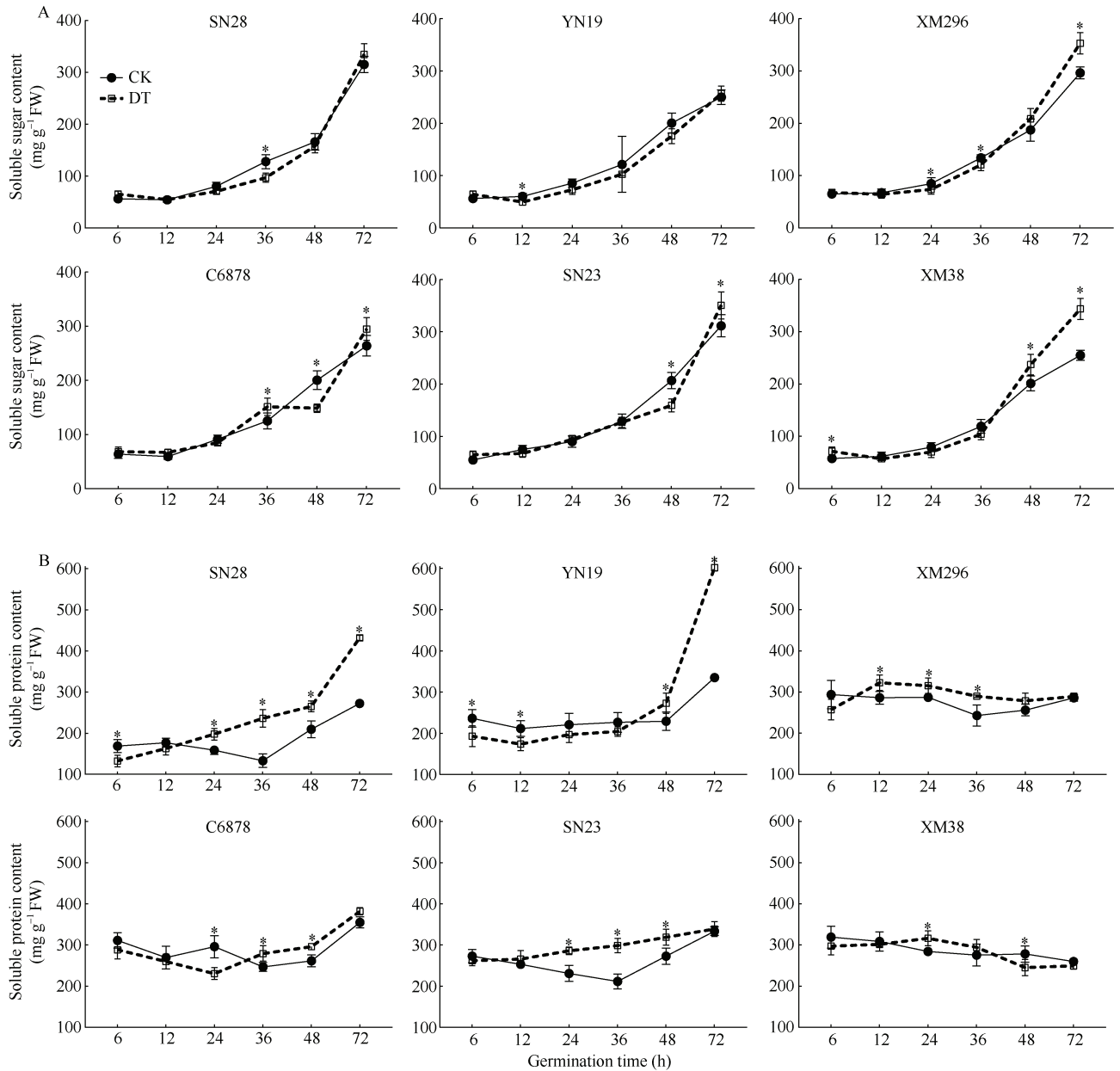


图 9 干旱胁迫对小麦种子萌发过程中种子可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Fig. 9 Effect of drought stress on soluble sugar and soluble protein content at germination stage in wheat seeds

缩写同图 2。*表示在 0.05 概率水平差异显著。

Abbreviations are the same as those given in Fig. 2. *: $P < 0.05$.

对 6 个小麦品种种子萌发过程中种子可溶性蛋白含量测定结果表明, 干旱萌发特性好的山农 28 号可溶性蛋白含量表现出缓慢上升的趋势, 长 6878 在正常条件下种子可溶性蛋白含量变化不大, 而干旱胁迫下表现出缓慢上升趋势; 干旱萌发特性中等的烟农 19 在正常条件下种子可溶性蛋白含量表现出缓慢上升的趋势, 干旱胁迫下萌发 48~72 h 种子可溶性蛋白含量迅速上升, 山农 23 号种子可溶性蛋白含量变化不大; 干旱萌发特性差的品种种子可溶性蛋白含量变化不大(图 9-B)。对干旱胁迫下不同小麦品种种子可溶性蛋白含量变化比较表明, 山农 28 号、山农 23 号、鑫麦 296 表现为干旱萌发 24~48 h 种子可溶性蛋白含量显著高于对照, 其中干旱萌发特性好的山农 28 号干旱胁迫下种子可溶性蛋白上升时间最早; 山农 28 号和烟农 19 干旱萌发 72 h 种子可溶性蛋白含量极显著高于对照, 上升幅度达 62.81%、120.97%; 而长 6878、山农 23 号、鑫麦 296 和新麦 38 干旱萌发 72 h 种子可溶性蛋白含量与对照无显著差异。

3 讨论

3.1 不同小麦品种干旱胁迫下种子萌发特性差异

小麦萌发成苗质量关系到植株生长和产量形成^[28]。高活力种子具有明显的生长优势和生产潜力, 表现为出苗快、抗逆性强、出苗整齐、植株强壮等^[26]。有报道表明, 各小麦品种在正常条件和不同程度干旱胁迫下种子活力高低不尽相同, 正常条件下山农 28 号、山农 23 号等为高活力品种; 而在干旱胁迫下鲁原 502、山农 26 等为高活力品种^[29]。本研究通过沙培控水法对 128 个小麦品种干旱萌发特性研究表明, 不同小麦品种在正常条件和干旱胁迫下的萌发特性存在显著差异, 有的品种表现为正常条件下发芽活力高, 而干旱胁迫下发芽活力降幅大, 比如豫麦 35、烟农 19 等; 也有的品种表现为正常条件和干旱胁迫下发芽活力均高, 比如济南 8 号、淮麦 608 等(附表 1、附表 2 和附表 4)。

小麦种子萌发阶段发生干旱胁迫, 导致种子萌发延迟、幼苗活力降低^[5]。张自阳等^[30]研究表明 20% PEG-6000 模拟干旱胁迫显著降低了小麦的发芽率、发芽势及根条数和根长, 周麦 18、矮抗 58 在干旱胁迫下发芽势、发芽率受影响较大, 而百农 3217 干旱胁迫下种子贮藏物质利用效率较高。本研究表明, 萌发期干旱胁迫显著降低了各个小麦品种的发芽活力

指标, 其中活力指数降幅最大, 其次是发芽指数、单株干重等, 发芽率降幅最小(附表 3 和附表 4)。有的小麦品种干旱胁迫下发芽速度下降幅度大, 也有的小麦品种干旱胁迫下单株干重受影响大, 说明不同小麦品种种子萌发不同阶段受干旱胁迫的影响程度不同。此外, 干旱萌发特性好的山农 28 号干旱胁迫下根长极显著增加; 而干旱萌发特性差的鑫麦 296 和新麦 38, 干旱胁迫下不仅 GE、VI、SSDW 极显著降低, 根长也极显著降低。植物吸收水分和养分的能力主要取决于根系的结构和功能^[31], 干旱条件促进了大量长侧根和根毛的产生, 这可能会增加水分获取的总表面积^[32]。因此, 在今后小麦品种抗旱性选育中应该有针对性的根据父母本性状差异进行品种改良。

进一步对抗旱节水型小麦品种分析表明, 山农 27 号、山农 16 干旱萌发特性较好, 而石家庄 8 号干旱萌发特性较差(图 1), 说明小麦品种的萌发期抗旱性与后期抗旱性并不完全一致。干旱胁迫下如何确保苗全苗齐苗壮是获得后期高产的前提和基础保障, 只有萌发期抗旱性和后期抗旱性均强的小麦品种才能更好的适应多变的气候环境, 因此在抗旱品种选育过程中应综合考虑。

3.2 干旱胁迫对小麦种子萌发期修复能力及抗氧化能力的影响

种子在成熟脱水、贮藏过程中会积累大量 DNA 损伤, DNA 损伤的程度以及修复所需要的时间决定了种子发芽的速度^[8]。拟南芥种子吸胀时, DNA 连接酶基因表达被迅速激活, 伴随着高水平的 DNA 重新合成, 表明其在 DNA 修复中起作用^[33]。TDPI 在 DNA 损伤修复中发挥的作用比之前所认为的更为普遍, 可能参与多种 DNA 基础损伤的修复^[34]。本研究表明, 干旱胁迫下种胚中 TDPI 基因表达水平与小麦品种的干旱萌发特性呈显著正相关, 干旱萌发特性好的品种 DNA 修复酶类基因表达受干旱影响小, 修复活动启动早, DNA 修复能力强; 而干旱萌发特性差的品种种胚 DNA 修复基因表达水平上升相对滞后, DNA 修复能力弱(图 5-A)。值得一提的是, 种子中的 DNA 损伤控制/修复功能网络是相当复杂的, 涉及多条修复途径^[35], 将来还需要对种子萌发过程中的 DNA 修复机制开展更加深入的研究。

种子萌发过程中蛋白损伤修复关系到发芽的顺利进行^[36]。PIMT 介导的蛋白质修复系统在增强种子活力方面起作用^[17]。水稻 *OsPIMT1* 在转基因种子中的过表达减少了种胚中 isoAsp 蛋白的积累, 提高

了种子活力^[17]。在小麦的幼苗中发现了非生物胁迫诱导PMT活性上升的现象^[37]。本研究表明, 长6878和鑫麦296萌发24 h种胚PMT基因相对表达量极高(图4-B), 但干旱胁迫下PMT基因表达水平与小麦品种的干旱萌发特性不相关(图5-B)。另据报道, 蛋氨酸被ROS氧化为蛋氨酸亚砷是蛋白损伤的另一种主要形式, 蛋氨酸亚砷还原酶(MSR)可修复被氧化的蛋白^[38]。植物种子中蛋氨酸亚砷还原酶的活性与种子发芽能力和种子寿命成正相关^[39]。因此, 对干旱胁迫下种子萌发过程中的蛋白质修复还需要进一步开展研究。

参与ROS清除的酶类在种子中的含量与种子活力呈显著正相关^[40]。有研究表明严重干旱胁迫下, 干旱敏感型小麦品种受到的氧化损伤比耐旱型品种严重, 且耐旱型小麦品种比干旱敏感型品种清除活性氧的能力强^[41]。本研究表明, 干旱胁迫下种子萌发12 h的SOD活性及萌发6 h的POD活性与种子发芽活力呈极显著正相关(图7), 干旱萌发特性好的品种萌发前期抗氧化酶活性受干旱胁迫影响小, 种子活力高; 而干旱萌发特性差的品种, 特别是新麦38干旱胁迫下SOD活性显著降低, 种子活力低(图6-A、图6-B)。因此提高干旱胁迫下小麦种胚修复能力及萌发前期种子抗氧化能力, 有利于小麦种子在逆境条件下快速萌发成苗。

3.3 干旱胁迫对小麦种子萌发成苗过程中贮藏物质分解转化的影响

种子萌发成苗的顺利进行需要各种生理和代谢活动共同调控, 这些变化离不开贮藏物质的动员。陈蕾太^[23]研究表明, 在标准发芽条件下, 种子萌发过程中 α -淀粉酶活性与活力指数呈极显著正相关, 而在逆境萌发过程中, 其相关性不显著。本研究中, 干旱萌发特性好的品种 α -淀粉酶活性受干旱影响较小, 物质分解转化能力强; 而干旱萌发特性差的品种, 特别是新麦38萌发后期的 α -淀粉酶活性显著降低, 物质分解转化能力弱, 进而影响种子萌发(图8-A)。

可溶性糖在种子发芽时对幼胚的初期生长具有重要的作用^[23]。对6种草地植物种子萌发研究表明, 不同萌发阶段可溶性糖和可溶性蛋白含量与发芽率呈显著正相关^[42]。对小麦种子研究表明, 在标准发芽、干旱胁迫、人工老化、冷浸胁迫4种条件下, 种子萌发期间 α -淀粉酶活性与可溶性糖含量均达到极显著正相关^[23]。本研究表明, 干旱胁迫下小麦种子可溶性糖含量变化与种子发芽活力关系不大(图9-

A), 可能与小麦品种、取材部位、干旱胁迫时间及程度等有关。

贮藏蛋白质是种子萌发过程中用于胚部新细胞建立的主要物质基础^[23], 各种酶系统的激活和膜修复都需要贮藏蛋白或其降解产物的参与。半胱氨酸蛋白酶在种子萌发过程中贮藏蛋白降解和动员方面起着关键作用^[43]。小麦种子萌发过程中胚乳出现的4种内肽酶全为半胱氨酸蛋白酶, 它们对清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白具有不同的底物特异性^[44]。陈蕾太^[23]研究表明, 在标准发芽、干旱胁迫、人工老化处理后, 小麦种子萌发过程中半胱氨酸蛋白酶活性与活力指数相关性不显著。本研究表明, 干旱胁迫对萌发特性好的品种半胱氨酸蛋白酶活性影响小, 其中山农28号种子可溶性蛋白含量上升时间早, 且干旱萌发72 h可溶性蛋白含量极显著高于对照, 上升幅度高达62.81%; 干旱胁迫下萌发特性差的品种半胱氨酸蛋白酶活性显著降低, 干旱萌发72 h可溶性蛋白含量与对照无显著差异(图8-B和图9-B)。因此, 干旱胁迫下萌发特性好的品种贮藏物质分解转化能力强, 物质动员早, 可溶性蛋白含量高, 有利于干旱胁迫下顺利萌发成苗。

4 结论

对128个小麦品种干旱萌发特性进行评价, 筛选出干旱萌发特性好的小麦品种18个, 包括山农28号、长6878、百农4199等, 表现为种子萌发快速、幼苗整齐健壮。筛选出干旱萌发特性差的小麦品种26个, 包括新麦38、良星77、乐麦185等, 表现为种子萌发延迟, 萌发时间分散, 发芽率低, 幼苗健壮度差。干旱萌发特性好的小麦品种种胚修复迅速、种子抗氧化能力强, 有利于其在干旱胁迫条件下快速萌发成苗; 干旱萌发特性好的小麦品种种子萌发过程中贮藏物质动员早, 物质分解转化快, 使其在干旱胁迫下仍能保持较高的成苗质量。

附表 请见网络版: 1) 本刊网站 <http://zwxb.chinacrops.org/>; 2) 中国知网 <http://www.cnki.net/>; 3) 万方数据 <http://c.wanfangdata.com.cn/Periodical-zuowxb.aspx>。

References

- [1] Li J, Xuan J, Cai R. Wheat, a popular cereal crop. *Field Crop*, 2020, 3: 13–21.
- [2] Fahad S, Bajwa A A, Nazir U, Anjum S A, Farooq A, Zohaib A, Sadia S, Nasim W, Adkins S, Saud S, Ihsan M Z, Alharby H, Wu

- C, Wang D, Huang J. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Front Plant Sci*, 2017, 8: e01147.
- [3] Yan M, Xue C, Xiong Y, Meng X, Li B, Shen R, Lan P. Proteomic dissection of the similar and different responses of wheat to drought, salinity and submergence during seed germination. *J Proteom*, 2020, 220: e103756.
- [4] 施成晓, 陈婷, 王昌江, 秦晓梁, 廖允成. 干旱胁迫对不同抗旱性小麦种子萌发及幼苗根芽生物量分配的影响. 麦类作物学报, 2016, 36: 483–490.
- Shi C X, Chen T, Wang C J, Qin X L, Liao Y C. Effect of drought stress on seed germination and biomass allocation of root and shoot of different drought resistant wheat cultivars. *J Triticeae Crops*, 2016, 36: 483–490 (in Chinese with English abstract).
- [5] Ahmad Z, Waraich E A, Akhtar S, Anjum S, Ahmad T, Mahboob W, Hafeez O B A, Tapera T, Labuschagne M, Rizwan M. Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches. *Acta Physiol Plant*, 2018, 80: 1007–1017.
- [6] 马富举, 李丹丹, 蔡剑, 姜东, 曹卫星, 戴廷波. 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响. 应用生态学报, 2012, 23: 724–730.
- Ma F J, Li D D, Cai J, Jiang D, Cao W X, Dai T B. Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress. *J Appl Ecol*, 2012, 23: 724–730 (in Chinese with English abstract).
- [7] Ma Z, Bykova N V, Igamberdiev A U. Cell signaling mechanisms and metabolic regulation of germination and dormancy in barley seeds. *Crop J*, 2017, 5: 459–477.
- [8] Waterworth W M, Bray C M, West C E. The importance of safeguarding genome integrity in germination and seed longevity. *J Exp Bot*, 2015, 66: 3549–3558.
- [9] Han C, Yang P. Studies on the molecular mechanisms of seed germination. *Proteomics*, 2015, 15: 1671–1679.
- [10] Poetsch A R. The genomics of oxidative DNA damage, repair, and resulting mutagenesis. *J Comput Struct Biotechnol*, 2020, 18: 207–219.
- [11] Juan C A, Pérez de la Lastra J M, Plou F J, Pérez-Lebeña E. The chemistry of reactive oxygen species (ROS) revisited: outlining their role in biological macromolecules (DNA, lipids and proteins) and induced pathologies. *Int J Mol Sci*, 2021, 22: 4642–4654.
- [12] Stinson B M, Loparo J J. Repair of DNA double-strand breaks by the nonhomologous end joining pathway. *Annu Rev Biochem*, 2021, 90: 137–164.
- [13] Mei C, Lei L, Tan L M, Xu X J, He B M, Luo C, Yin J Y, Li X, Zhang W, Zhou H H, Liu Z Q. The role of single strand break repair pathways in cellular responses to camptothecin induced DNA damage. *Biomed Pharmac*, 2020, 125: e109875.
- [14] 徐恒恒, 黎妮, 刘树君, 王伟青, 王伟平, 张红, 程红焱, 宋松泉. 种子萌发及其调控的研究进展. 作物学报, 2014, 40: 1141–1156.
- Xu H H, Li N, Liu S J, Wang W Q, Wang W P, Zhang H, Cheng H Y, Song S Q. Research progress in seed germination and its control. *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 1141–1156 (in Chinese with English abstract).
- [15] Kamble N U, Majee M. PROTEIN L-ISOASPARTYL METHYLTRANSFERASE (PIMT) in plants: regulations and functions. *Biochem J*, 2020, 477: 4453–4471.
- [16] Ghosh S, Kamble N U, Verma P, Salvi P, Petla B P, Roy S, Majee M. *Arabidopsis* protein l-isoaspartyl methyltransferase repairs isoaspartyl damage to antioxidant enzymes and increases heat and oxidative stress tolerance. *J Biol Chem*, 2020, 295: 783–799.
- [17] Wei Y, Xu H, Diao L, Zhu Y, Xie H, Cai Q, Wu F, Wang Z, Zhang J, Xie H. Protein repair l-isoaspartyl methyltransferase 1 (PIMT1) in rice improves seed longevity by preserving embryo vigor and viability. *Plant Mol Biol*, 2015, 89: 475–492.
- [18] Petla B P, Kamble N U, Kumar M, Verma P, Ghosh S, Singh A, Rao V, Salvi P, Kaur H, Saxena S C, Majee M. Rice protein repair l-isoaspartyl methyltransferase isoforms differentially accumulate during seed maturation to restrict deleterious isoAsp and reactive oxygen species accumulation and are implicated in seed vigor and longevity. *New Phytol*, 2016, 211: 627–645.
- [19] Verma P, Kaur H, Petla B P, Rao V, Saxena S C, Majee M. Protein l-isoaspartyl methyltransferase 2 is differentially expressed in chickpea and enhances seed vigor and longevity by reducing abnormal isoaspartyl accumulation predominantly in seed nuclear proteins. *Plant Physiol*, 2013, 161: 1141–1157.
- [20] Li B B, Zhang S B, Lyu Y Y, Wei S, Hu Y S. Reactive oxygen species-induced protein carbonylation promotes deterioration of physiological activity of wheat seeds. *PLoS One*, 2022, 17: e0263553.
- [21] Penfield S, Rylott E L, Gilday A D, Graham S, Larson T R, Graham I A. Reserve mobilization in the *Arabidopsis* endosperm fuels hypocotyl elongation in the dark, is independent of abscisic acid, and requires PHOSPHOENOLPYRUVATE CARBOXYKINASE1. *Plant Cell*, 2004, 16: 2705–2718.
- [22] Yu Y, Guo G, Lü D, Hu Y, Li J, Li X, Yan Y. Transcriptome analysis during seed germination of elite Chinese bread wheat cultivar Jimai 20. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 20.
- [23] 陈蕾太. 逆境条件下小麦种子活力与主要相关酶活性及其基因表达的关系. 山东农业大学硕士学位论文, 山东泰安, 2016. pp 3–13, 28–32.
- Chen L T. Relation of Wheat Seed Vigor and Main Related Enzyme Activities and Gene Expression under Stress Conditions. MS Thesis of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China, 2016. pp 3–13, 28–32 (in Chinese with English abstract).
- [24] Jammer A, Gasperl A, Luschin-Ebengreuth N, Heyneke E, Chu H, Cantero-Navarro E, Großkinsky D K, Albacete A A, Staben-theiner E, Franzaring J, Fangmeier A, van der Graaff E, Roitsch T. Simple and robust determination of the activity signature of key carbohydrate metabolism enzymes for physiological phenotyping in model and crop plants. *J Exp Bot*, 2015, 66: 5531–5542.
- [25] Chu C, Wang S, Paetzold L, Wang Z, Hui K, Rudd J C, Xue Q, Ibrahim A M H, Metz R, Johnson C D, Rush C M, Liu S. RNA-seq analysis reveals different drought tolerance mechanisms in two broadly adapted wheat cultivars 'TAM 111' and 'TAM 112'. *Sci Rep*, 2021, 11: 4301.
- [26] 马雪丽. 不同区域生产的小麦种子活力差异及生理基础研究. 山东农业大学硕士学位论文, 山东泰安, 2016. pp 1–12.
- Ma X L. Research of Difference in Vigor and Physiological of Wheat Seed Produced in Different Region. MS Thesis of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China, 2016. pp

- 1–12 (in Chinese with English abstract).
- [27] 曲思泛. 玉米正反交组合种子活力差异机理解析. 山东农业大学硕士学位论文, 山东泰安, 2021. pp 13–15.
Qu S F. Seed Vigour Comparison of Reciprocal Crosses Hybrid on Maize Inbred Lines. MS Thesis of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China, 2021. pp 13–15 (in Chinese with English abstract).
- [28] 刘娟. 小麦种子的萌发与出苗及其影响因素研究. 农业灾害研究, 2023, 13(4): 58–60
Liu J. Study on germination and emergence of wheat seeds and its influencing factors. *J Agric Catastroph*, 2023, 13(4): 58–60 (in Chinese with English abstract).
- [29] 李如雪. 小麦种子活力状况分析与种子活力评价技术研究. 山东农业大学硕士学位论文, 山东泰安, 2020. pp 32–46.
Li R X. Analysis of Seed Vigor Status and Study on the Evaluation Technology of Seed Vigor in Wheat. MS Thesis of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, China, 2020. pp 32–46 (in Chinese with English abstract).
- [30] 张自阳, 王智煜, 刘明久, 黄玲. 干旱胁迫对不同年代小麦品种种子萌发特征的影响. 河南农业科学, 2018, 47(3): 23–28.
Zhang Z Y, Wang Z Y, Li M J, Huang L. Effect of drought stress on seed germination characteristics of different generations of winter wheat varieties. *J Henan Agric Sci*, 2018, 47(3): 23–28 (in Chinese with English abstract).
- [31] Wasaya A, Zhang X, Fang Q, Yan Z. Root phenotyping for drought tolerance: a review. *Agronomy*, 2018, 8: 241–262.
- [32] Agbicodo E M, Fatokun C A, Muranaka S, Visser R G F, van der Linden C G. Breeding drought tolerant cowpea: constraints, accomplishments, and future prospects. *Euphytica*, 2009, 167: 353–370.
- [33] Waterworth W M, Drury G E, Bray C M, West C E. Repairing breaks in the plant genome: the importance of keeping it together. *New Phytol*, 2011, 192: 805–822.
- [34] Nitiss K C, Malik M, He X, White S W, Nitiss J L. Tyrosyl-DNA phosphodiesterase (*tdp1*) participates in the repair of *top2*-mediated DNA damage. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 8953–8958.
- [35] Ventura L, Donà M, Macovei A, Carbonera D, Buttafava A, Mondoni A, Rossi G, Balestrazzi A. Understanding the molecular pathways associated with seed vigor. *Plant Physiol Biochem*, 2012, 60: 196–206.
- [36] Oge L, Bourdais G, Bove J, Collet B, Godin B, Granier F, Boutin J P, Job D, Jullien M, Grappin P. Protein repair L-isoaspartyl methyltransferase1 is involved in both seed longevity and germination vigor in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, 20: 3022–3037.
- [37] Chen X, Börner A, Xin X, Nagel M, He J, Li J, Yin G. Comparative proteomics at the critical node of vigor loss in wheat seeds differing in storability. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 707184.
- [38] Rey P, Tarrago L. Physiological roles of plant methionine sulfoxide reductases in redox homeostasis and signaling. *Antioxidants* (Basel), 2018, 7: 114.
- [39] Châtelain E, Satour P, Laugier E, Ly Vu B, Payet N, Rey P, Montrichard F. Evidence for participation of the methionine sulfoxide reductase repair system in plant seed longevity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 3633–3638.
- [40] Singh S, Gupta A, Kaur N. Differential responses of anti-oxidative defence system to long-term field drought in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes differing in drought tolerance. *Agron Crop Sci*, 2012, 198: 185–195.
- [41] Kirova E, Pecheva D, Simova-Stoilova L. Drought response in winter wheat: protection from oxidative stress and mutagenesis effect. *Acta Physiol Plant*, 2021, 43: 8.
- [42] Zhao M, Zhang H, Yan H, Qiu L, Baskin C C. Mobilization and role of starch, protein, and fat reserves during seed germination of six wild grassland species. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 234–251.
- [43] 李振华, 王建华. 种子活力与萌发的生理与分子机制研究进展. 中国农业科学, 2015, 48: 646–660.
Li Z H, Wang J H. Advances in research of physiological and molecular mechanism in seed vigor and germination. *Sci Agric Sin*, 2015, 48: 646–660 (in Chinese with English abstract).
- [44] Shi C, Xu L L. Characters of cysteine endopeptidases in wheat endosperm during seed germination and subsequent seedling growth. *J Integr Plant Biol*, 2009, 51: 52–57.